蝶と蛾 *Trans. lepid. Soc. Japan* **49** (4) : 295-307, October 1998

ウスジロキノメイガ *Ostrinia latipennis* の形態形質にみられる地理的変異

大野　豪
060-8589　札幌市北区北9条西9丁目　北海道大学農学部昆虫体系学講座

Geographic variation in morphological characters of the Far Eastern Knotweed Borer, *Ostrinia latipennis* (Lepidoptera, Crambidae, Pyraustinae)

Suguru OHNO

Systematic Entomology, Faculty of Agriculture, Hokkaido University, Sapporo, 060-8589 Japan

Abstract Geographic variation of the Knotweed borer moth *Ostrinia latipennis* was examined using multivariate morphometrics. There were considerable differences in morphology among populations, and wing length contributed most to the differences. Pattern of geographic variation was unrelated to the geographical distances between populations. It was suggested that wings became relatively longer eastward. Evolutionary significance of these results is argued.

Key words Geographic variation, multivariate morphometrics, morphological evolution, Knotweed borer, *Ostrinia*.

はじめに

ウスジロキノメイガ *Ostrinia latipennis* (Warren) は開張30 mm前後のメイガ類で，農業害虫の種を数多く含むアワノメイガ属の一種である．日本では北海道から本州中部地方の山地にかけて，海外では中国東北部，シベリア南東部に分布していることが知られている (井上，1982)．また，本研究に先立って行われた著者による野外調査から，本種は礼文島にも分布しており，中部地方の日本海側では標高50 m以下の低地にも生息していることが確かめられている．本種の幼虫はイタドリ *Reynoutria japonica* やオオイタドリ *Reynoutria sachalinense* などのタデ科植物を寄主とする狭食性を示し，害虫としての報告はない．休眠ステージは老熟幼虫であり，寄主植物の枯れ茎の中で越冬し，休眠覚醒後は摂食せずに蛹化する．成虫の年間発生回数は地域により異なるが，年一化から二化であると思われ，年三世代以上経過する地域集団は今のところ見いだされていない．本種の終齢幼虫はイタドリムシなどの呼び名があり，釣り餌としてしばしば用いられている．著者の知る限りでは，北海道では釣具店で販売されている．このため本種は産業上有用な昆虫であるといえるだろう．

Mutuura and Munroe (1970) による *Ostrinia* 属のモノグラフにおいて，ウスジロキノメイガの成虫には外部形態にかなりの地域間差異が認められ，今後別亜種あるいは別種に分けられる可能性のあることが示唆されている．彼らはおもに北海道・秋田県・長野県および海外の標本を比較し，全体的なサイズ・翅の形状・翅の斑紋・雄交尾器の sacculus の形状などに差異がみられるとした．しかし，調べられた標本数は22個体と少なく，また地域数も限られていたため，分類学的な確定には至らなかったとしている．そこで著者は本種を再検討する目的で，日本国内の多くの地域から得た多数の個体の調査を行った．その結果，上記の形質は集団内の個体変異が大きく，地域集団を明確に分けるような質的な差異を全く示さなかった．一例として，斑紋の変異を Fig. 1 に示した．斑紋の形状や色彩は地域集団内の個体差が大きい一方で，地域集団間に不連続は見られない．さらに，成虫が年二回発生する地域では，斑紋に季節的変異がみられた．第一世代の個体では後翅斑紋の色彩が褐色であるのに対し，第二世代では黄色味が強い．以上の観察結果を考慮すると，Mutuura and Munroe (1970) は調査に用いた標本数が少なかったため，地域集団内のレベルで生じる変異を，誤って集団間の差異とみなした
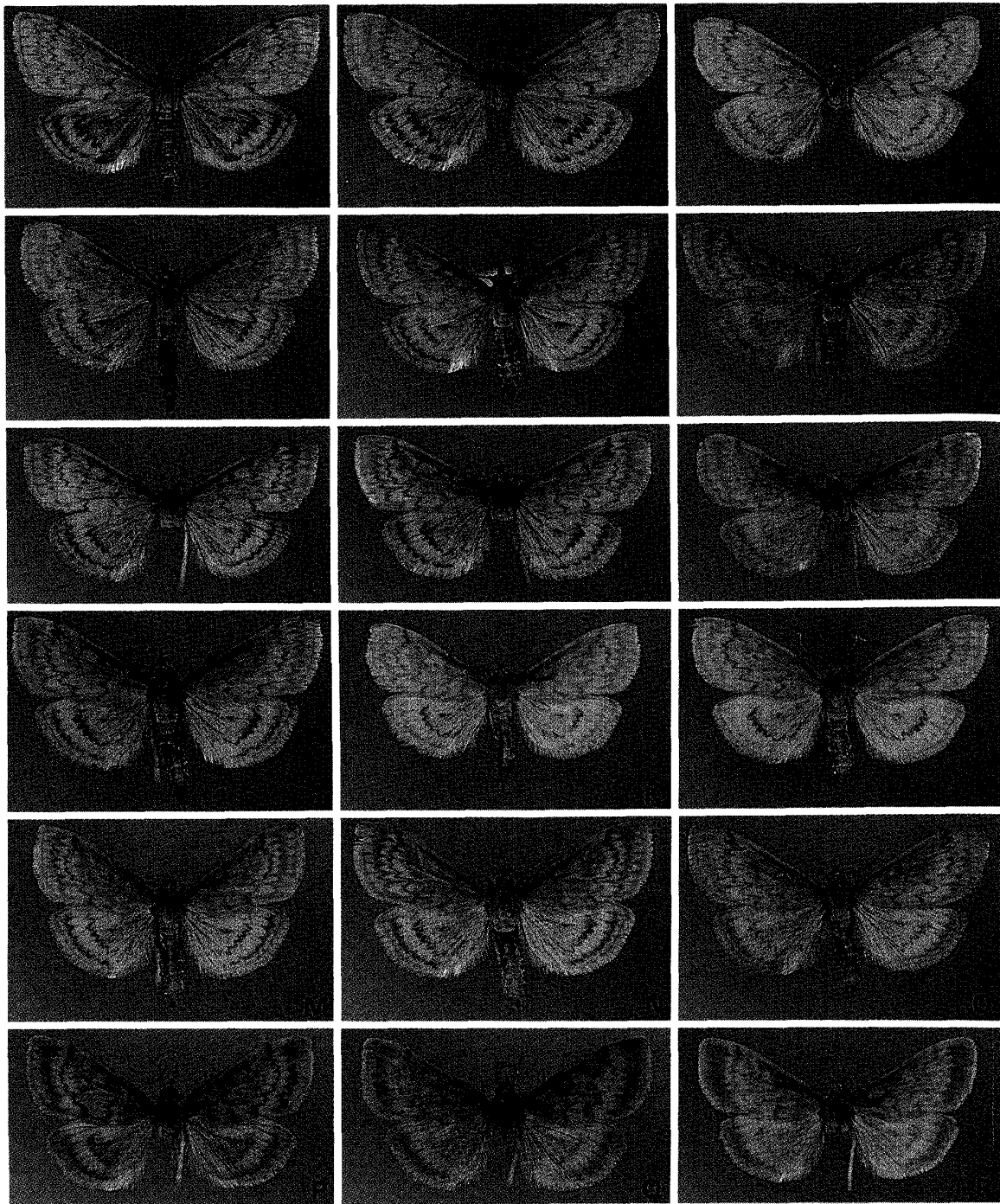
Fig. 1. Individual and seasonal variations of wing markings of *Ostrinia latipennis* males from some localities in Japan. A–C : Abashiri, Hokkaido ; D–F : Rebun I., Hokkaido ; G–I : Tazawako, Akita ; J–L : Shigakogen, Nagano ; M–O : Unazuki, Toyama, 1st generation ; P–R : *Ditto*, 2nd generation.

可能性が高い．少なくとも日本国内の地域集団に関しては，別亜種に分けられるほどの明瞭な地理的変異は観察されなかった．著者は海外の標本は検討していないが，Mutuura and Munroe (1970) に図示されている展翅標本や雄交尾器形態には日本産の個体との差異がみられず，分類学的に区別される可能性は低いと思われる．
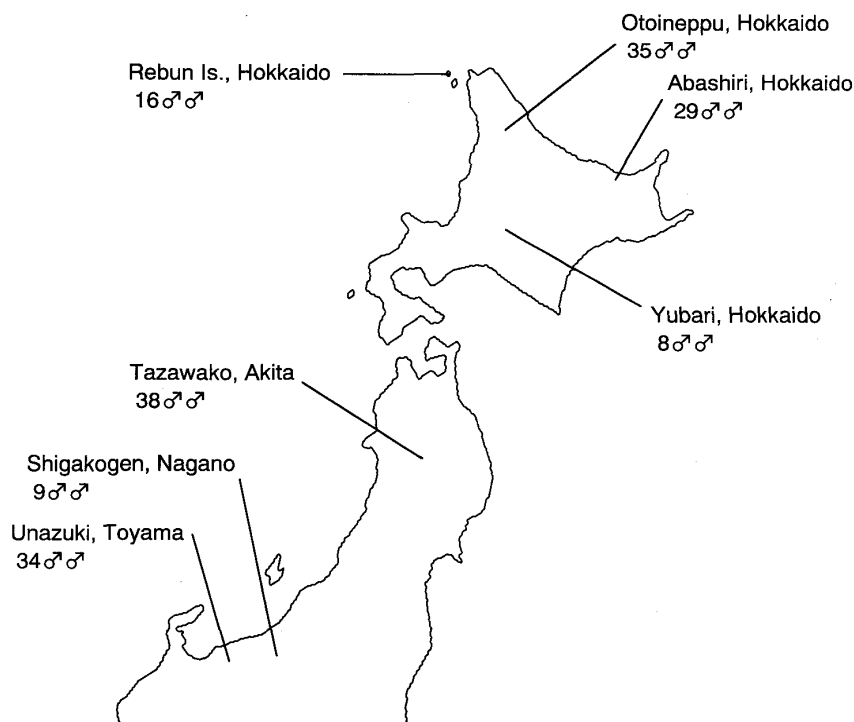
Fig. 2. Collection sites and number of samples of *Ostrinia latipennis*.

一方で，成虫の開張・翅の長さ・脚の各節の長さなどの量的な形質は，その平均的なサイズが地域間で異なっているように思われた．標本の外見に基づく調査からはこれらの点は明らかでなく，地理的変異の有無を確かめるには，形態の変異を定量化し数理統計的に扱うことが必要とされた．このような微細な変異は亜種区分に何ら反映されることはないが，その現象は進化遺伝学あるいは進化生態学的に注目すべきものである．地理的変異の存在を定量的に示すことができれば，集団間における遺伝的分化の有無の推定，さらに集団間分化の進化的要因（自然選択や遺伝的浮動）の検出へと研究を進めることができるだろう．そこで本研究では，形態の地理的変異が一見して不明瞭なウスジロキノメイガにおいて，1) 地理的変異は実際に存在するのか，2) 存在するとすればどの形質がどの程度異なっているのか，3) それはどのような変異パターンを示すのか，4) 変異パターンと環境には関連がみられるかといった問題を明らかにする目的で，多変量解析法（multivariate analysis）とよばれる一連の統計的手法を用いて形態を詳細に比較し，進化生物学的な観点から考察を行った．

材料および方法

1. 採集地点

1995 年 9 月から 1996 年 7 月にかけて，日本国内の 7 地点（北海道網走市，同音威子府村，同夕張市，同礼文島，秋田県田沢湖町，長野県志賀高原，富山県宇奈月町；Fig. 2）において採集した計 169 個体を解析に用いた．幼虫または蛹で採集した場合は，飼育羽化により成虫を得た．幼虫を採集する場合は，飼育による体サイズへの影響を考慮して，摂食を停止し休眠に入っていると思われる個体を選んだ．休眠幼虫は約 80 日の低温処理後に，20℃ の長日条件（16L : 8D）にて蛹化・羽化させた．得られた成虫は全て展翅を行い乾燥標本とした．地域により雌個体が少数しか得られなかったので，分析は雄個体に限定した．各採集地の標本数が Fig. 2 に同時に示されている．

Table 1. Means and abbreviations of 16 morphometric characters in *Ostrinia latipennis* males.

Character	Abbr.	N	Mean±SD
Fore wing length	FWL	169	14.75±1.263 (×1 mm)
Hind wing length	HWL	169	11.09±1.006 (×1 mm)
Fore coxal length	FCL	169	34.57±2.495 (×1/16 mm)
Fore femur length	FFL	169	46.41±3.076 (×1/16 mm)
Fore tibia length	FTL	169	34.47±2.783 (×1/25 mm)
Mid femur length	MFL	169	54.24±3.490 (×1/16 mm)
Mid tibia length	MTL	169	57.17±4.064 (×1/16 mm)
Labial palp 2nd segment length	LP2L	169	37.48±3.320 (×1/40 mm)
Epiphysis length	EPIL	169	25.70±1.993 (×1/40 mm)
Outer mid-tibial spur length	OSPL	169	30.11±3.856 (×1/40 mm)
Inner mid-tibial spur length	ISPL	169	49.98±4.689 (×1/40 mm)
Valva length	VL	169	36.87±1.502 (×1/16 mm)
Sacculus length	SL	169	30.34±1.228 (×1/25 mm)
Harpe length	HL	169	29.93±1.736 (×1/40 mm)
Clasper width	CW	169	20.58±1.116 (×1/40 mm)
Aedeagus length	AL	169	30.74±1.528 (×1/25 mm)

2. 形質の測定法

各個体につき，翅・付属肢・交尾器に関する16形質を測定した．開張は展翅の状態によって計測誤差が大きくなると考えたため，測定は行わなかった．形質の名称とその略号をTable 1に，測定部位をFig. 3に示した．Table 1には各形質の実測値の平均値が示されている．以降の図表では，測定形質に対してTable 1に示された略号を用いる．前・後翅長 (FWL, HWL) は方眼紙を用いて展翅標本から直接測定した．他の形質は胴体から取り外し，プレパラート標本を作製したのち，双眼実体顕微鏡に設置したマイクロメーターを用いて測定した．一部の形質を除き，突出部の頂点を計測点 (landmark) として選び，2つの計測点間の距離を測定した．把握器長 (VL) は1つの計測点からの最大幅を，clasper幅 (CW) については最大幅を測定した．

3. 統計解析

統計解析はJMP Version 3.1 (SAS Institute, 1995) および北海道大学大型計算機センターにおいてSAS 6.03 Edition (SAS Institute, 1988) を用いて行った．以下に本研究で用いた解析法について簡単に説明する．多変量解析法のより具体的な計算手順については，奥野ら (1971) などを参照されたい．

変数変換

解析に先立ち，すべての測定値は自然対数に変換した．測定形質を扱う場合に，対数変換は次の点で不可欠である．対数化されていない測定値は，たとえ集団間でばらつきの程度 (変動係数) が同じであっても，集団平均値が異なれば，分散値はその差に影響されて異なる値を持つ．こうした性質は集団間の等分散性を要求される解析法にとって不都合である．しかし，対数変換を行なうことにより，分散値は平均値から独立したものとなる．加えて，対数変換を行なうと，測定値の頻度分布における正規分布からの歪みは解消される場合が多い (Sokal and Rohlf, 1995)．したがって，対数変換は正規性からのずれに対して頑健ではない解析法にも好ましい結果をもたらす．さらに，対数化された各変量の分布が実際に正規分布に従うか否かを確かめるために，合計112の変量 (16形質×7集団) のそれぞれに対し，Shapiro-Wilkの正規性の検定 (Shapiro and Wilk, 1965) を行った．

サイズと形状の集団間比較

生物の形態には環境の影響を受けやすい部分と受けにくい部分が含まれている．この中で，体サイズ
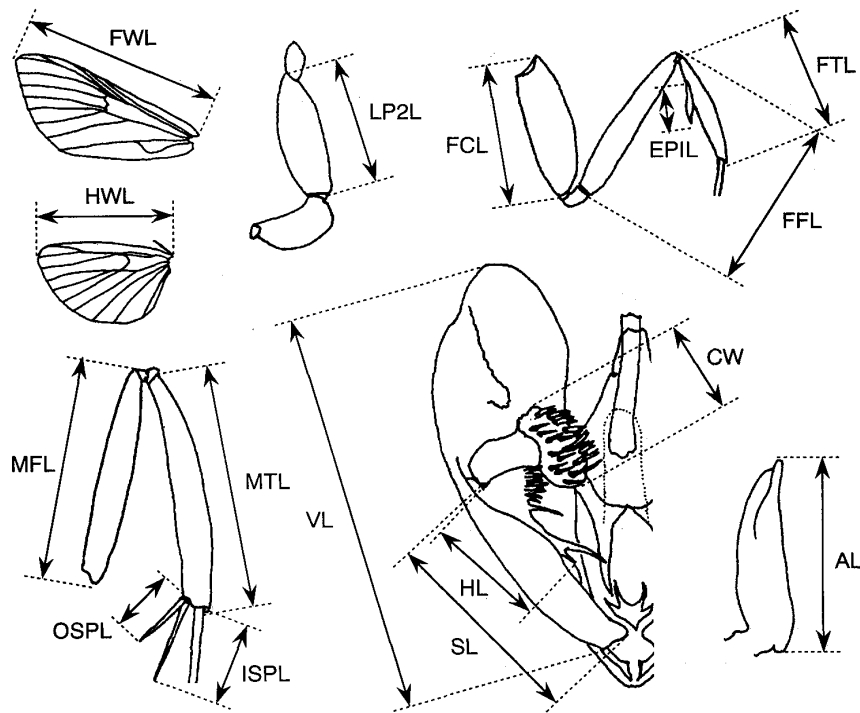
Fig. 3. Measurements of 16 characters of *Ostrinia latipennis* males.

は個体発生プロセスにおける外部環境の影響（非遺伝的な影響）により変化を起こしやすいと考えられる（秋元ら，1993）．もし形態の変異を体サイズとその他の成分に分割することができれば，体サイズ以外の成分には，より多くの遺伝的基盤が含まれることが期待される．形態測定データからは集団間の遺伝的分化の可能性を確証できないが，それらの成分の集団間比較により，遺伝的分化の有無を類推することができるだろう．この目的のために，形質の相関行列に基づく主成分分析（principal component analysis）を行なった．なお，この分析では，外見上集団間に差異があるように思われた，翅と脚に関する形質群（FWL, HWL, FCL, FFL, FTL, MFL, MTL）だけを用いた．主成分分析では，各形質を座標軸とする多次元空間において，全体のばらつき（もとの形質空間が持つ情報量）を最大化する関数（第1主成分）が，全形質に対して係数で重みづけされた1次式（線形結合）によって表わされる．簡単に言えば，空間中で個体が最も大きくばらついている方向に引かれた直線が第1主成分に相当する．さらに，第1主成分で説明できない残りのばらつきを最大化するように，第1主成分に直交する（すなわち無相関の）第2主成分が求められる．各主成分が全体のばらつきをどれだけ説明しているかは，寄与率（contribution）によって表される．各主成分は互いに無相関であるため，それぞれの意味合いは独立に解釈することができる．その意味合いは，各形質に対する係数の大小および符号の正負によって評価される．生物の形態形質に主成分分析が適用された例では，第1主成分は体サイズ因子とみなされ，他の主成分は形状因子とみなされることが多い（たとえば，Jolicoeur and Mosimann, 1960）．通常の3次元空間のたとえを用いて説明すると，3つの形質軸からなる空間中に複数の個体を配置した場合，個体の集まりは均一に分布することはなく，ある程度偏平した形で（たとえばラグビーボール状に）分布するだろう．このような分布の形は，ある形態形質が小さい個体は他の形質も小さく，ある形質が大きい個体は他の形質も大きいという生物一般にみられる傾向，すなわち形質間に成長的な相関関係が存在することによって生じる．このため第1主成分（ラグビーボールの長軸方向に引かれた直線）は，抽象化された体サイズの因子とみなされ，それに直交する第2主成分以下は，サイズから独立した，形質間の相対的な関係を表わす形状因子とみなされる．本研究でも同様に，第1主成分をサイズ因子，第2主成分を形状因子とみなした（結果を参照）．さらに，それらの主成分に対する各個体の値（主成分スコア）を求め，第1・第2主成分スコアのそれぞれについて，集団平均値を一元配置分散分析によって比較した．得られた主成分スコアは後の解析に利用した．

多変量解析による集団間比較

集団間の形態的差異の程度を知るために，測定を行った全16形質を用いて判別分析 (discriminant analysis) を行った．この分析は，事前に指定された2つのグループを最もよく分ける1次 (線形) または2次 (非線形) の関数 (判別式) を求め，この式に基づきある個体がどちらのグループに所属するかを判定するための手法である．本研究のように2つ以上のグループ (地域集団) がある場合，判別式はある1つの集団とその他の集団の集まりという組み合わせにおいて算出されるため，集団の数と同じ個数の判別式が得られる．判別式を求めるのに用いた初期サンプルを再びすべての判別式に照らし合わせることにより，各個体が既知のどの集団に属するのかを予測することができる．集団間に形態の重なりがあると，各個体が正しく本来の集団に判別される場合と，誤って他の集団に判別される場合 (見かけの誤判別) が生じる．したがって判別率を求めることにより，多次元空間における集団間での形態の重なりの程度を間接的に知ることができる．解析に先立って，集団間で形質の分散共分散行列の同質性が検定され (χ^2 検定，有意水準 $P=0.1$)，有意な差が認められる場合は判別式の算出に集団ごとの分散共分散行列が用いられ，認められない場合はすべての個体をプールして得られる分散共分散行列が用いられる．前者が非線形の判別式による判別，後者が線形のそれに相当する．

さらに，こうした集団間の形態の相違に，各形質がどれだけ寄与しているかを知るために，正準判別分析 (canonical discriminant analysis) を行った．主成分分析が全体のばらつきを最大化するのに対し，この分析では，集団内のばらつきに対する集団間のばらつきを最大化する関数 (正準変量：canonical variates) が，全形質を線形結合することによって作成される．判別分析が2つの集団を分ける関数を見いだすのに対し，正準判別分析は多数の集団を一度に分けるような関数を見いだす方法である．再び3次元空間のたとえを持ち出せば，複数の個体からなる各地域集団が浮かんでいるその空間をあらゆる方向から眺め，各集団が最もよく分かれて見える方向に引いた直線が第1正準変量に相当する．主成分分析の場合と同様に，第1正準変量で説明できない残りのばらつきは第1変量に直交する他の変量によって説明され，各変量に対し寄与率が求められる．結果の解釈も主成分分析と同様であり，求められた正準変量に対する各形質の係数を見ることによる．第1正準変量はすべての集団を最もよく分ける変量なので，この変量に対する係数の絶対値が最も大きい形質が，集団間の差異に最も強く寄与していることになる．加えて，得られた第1正準変量に対する各個体の値 (正準変量スコア) を求め，その集団平均値を算出した．

変異パターンの記述と集団のグルーピング

多変量からなる形質空間上で地理的変異のパターンを把握するのは困難なため，できるだけ情報を損なわないように次元を減少させることが必要である．この目的のために，座標づけ (ordination) の手法が用いられてきた (宮井，1989)．この方法は，本来は各形質を座標軸とする多次元空間にそれぞれの位置を占めている地域集団や個体を，新たに構成された2次元または3次元の座標系に投影するものである．新たな座標軸としては，主成分分析における主成分や，正準判別分析における正準変量などを用いることができる．本研究では，正準判別分析から得られた第1・第2正準変量を用い，この2つの軸からなる平面上に全個体を投影した．

さらに，表型的に類似した地域集団をグルーピングする目的で，すべての形質を用いて階層的クラスター分析を行った．集団間の表型的類似度を示す距離係数には，マハラノビスの汎距離 (Mahalanobis' generalized distance) を用いた．マハラノビスの汎距離は，2点間の最短距離であるユークリッド距離とは異なり，空間中における2つの集団間での個体の分布の重なり具合が考慮されている．たとえば，集団の重心 (多変量平均点) 間のユークリッド距離が同じであっても，分布の重なりが大きい場合はマハラノビス距離の値は小さくなり，重なりが小さい場合はその値は大きくなる (宮井，1989)．この値をすべての集団の組み合わせにおいて求めたのち，UPGMA法 (Sneath and Sokal, 1973) によって樹状図を作成した．

形態変異と環境要因の関連

地域集団間の形態的差異が生息環境の違いによる自然選択圧の違いに起因するのであれば，形態変異と環境要因との間には何らかの関連性が見られることが期待される (Gould and Johnston, 1972；宮井，1989)．そこで，重回帰分析 (multiple regression analysis) を用いて，変異と環境との関連の有無を検

討した．この分析では，目的変数に形態データを，説明変数に複数の環境変数を用いて線形の重回帰式を作成し，その重回帰式がどの程度データにあてはまるかを統計的に検定することにより，形態と複数の環境要因との関連を見ることができる．さらに，重回帰式が統計的に有意である場合，それぞれの環境変数に対する係数（偏回帰係数：partial regression coefficients）の有意性検定を行うことにより，形態と環境との関連にどの環境変数が強く寄与しているかを知ることができる．本研究では，環境変数として各採集地の緯度・経度・標高を用い，主成分分析から得られた第1・第2主成分スコアのそれぞれに対して重回帰式を作成した．

結　果

7集団の各16形質値に対してShapiro-Wilkの正規性の検定を行ったところ，合計112変量のうち，その大部分である98変量（87.5%）において正規分布からの有意なずれは認められなかった（有意水準 $P=0.05$）．したがって，本研究で用いた解析法のうち正規性を前提とするいくつかの方法は，これらのデータに対し十分頑健性を示すとみなした．

サイズと形状の集団間比較

主成分分析の結果をTable 2に示す．最初の2つの主成分で全体のばらつきの大部分（95.4%）を説明しており，他の主成分はほとんど情報を持たなかったので，第3主成分以下は表示していない．第1主成分（PC1）の係数は7形質のすべてにおいて同程度の大きさの正の値を示している．この結果は，各形質の値が等しい割合で増加した場合，第1主成分スコアもそれに伴って等比的に増加することを表わしている．よって，第1主成分は体サイズのよい指標となっていると考えられる．第2主成分（PC2）の係数は，翅形質が正の，脚形質が負の値を示している．これは翅形質の値が増加すると第2主成分スコアも増加し，一方で脚形質の値が増加すると第2主成分スコアは減少することを示している．第2主成分スコアが大きい個体は相対的に長い翅と短い脚を持ち，スコアが小さい個体はその逆になる．すなわち，第2主成分は翅形質と脚形質の相対的なばらつきを示す形状因子であると解釈できる．Table 2には，第1・第2主成分スコアの集団平均値が同時に示されている．これらの値は，一元配置分散分析により，集団間で高度な有意差が見られた（ともに有意確率 $P<0.0001$）．この分析によって，体サイズだけでなく，形状（翅と脚の相対値）にも集団間に変異が存在することが強く示唆された．

多変量解析による集団間比較

判別分析の結果をTable 3に示す．集団間で形質の分散共分散行列に有意な差が認められたため（有

Table 2. Eigenvectors of the first two principal components calculated from correlation matrix of 7 characters of *Ostrinia latipennis* males. Population means of the PC1 and PC2 scores are shown.

Character	PC1	PC2
FWL	0.367	0.576
HWL	0.360	0.634
FCL	0.385	−0.213
FFL	0.387	−0.277
FTL	0.373	−0.193
MFL	0.391	−0.235
MTL	0.382	−0.228
Contribution (%)	88.9	6.5

Population means

	Abashiri	Otoineppu	Yubari	Rebun Is.	Tazawako	Shigakogen	Unazuki
PC1 score	1.692	−0.220	0.635	0.517	−1.766	3.042	−0.440
PC2 score	0.697	0.645	0.288	−0.256	−0.340	−0.103	−0.780

Table 3. Identification table for 7-population samples of *Ostrinia latipennis* males. Since variance-covariance matrices of 16 characters were heterogeneous among populations (χ^2-test, $P<0.0001$), discriminant functions were calculated using the within-population covariance matrices. The numbers and proportions (in parentheses) of correct identifications are shown in the diagonal positions.

	Group into which each individual was classified						
	Abashiri	Otoineppu	Yubari	Rebun I.	Tazawako	Shigakogen	Unazuki
Abashiri	28 (96.6)	1	0	0	0	0	0
Otoineppu	1	34 (97.1)	0	0	0	0	0
Yubari	0	0	8 (100.0)	0	0	0	0
Rebun I.	0	0	0	16 (100.0)	0	0	0
Tazawako	0	0	0	0	38 (100.0)	0	0
Shigakogen	0	0	0	0	0	9 (100.0)	0
Unazuki	0	0	0	0	0	0	34 (100.0)

Table 4. Standardized canonical coefficients for the first two canonical variates calculated from 7-population samples of *Ostrinia latipennis* males. Population means of the CAN1 scores are shown.

Character	CAN1	CAN2
FWL	−2.168	−0.472
HWL	−1.821	0.568
FCL	0.376	−0.373
FFL	0.563	−0.973
FTL	0.223	1.077
MFL	0.958	0.031
MTL	0.353	−0.721
LP2L	0.253	0.637
EPIL	0.129	0.457
OSPL	−0.112	−0.537
ISPL	0.311	0.607
VL	−0.091	0.641
SL	−0.134	0.617
HL	0.374	−0.672
CW	−0.289	0.163
AL	0.156	−0.391
Contribution (%)	72.6	14.4

Population means						
Abashiri	Otoineppu	Yubari	Rebun I.	Tazawako	Shigakogen	Unazuki
−3.276	−2.169	−1.293	0.751	1.848	−0.758	3.113

意確率 $P<0.0001$)，判別式の算出には個々の集団内分散共分散行列が用いられ，判別式は非線形となった．どの集団においても判別率は高く (96.6–100%)，この結果から，各集団の形態はいくらか重複しているものの，地理的変異がかなりの程度存在していることがわかる．次に正準判別分析の結果を Table 4 に示す．主成分分析の結果と同様に，寄与率の高い最初の 2 つの正準変量だけを示した．集団間のばらつきをを最もよく説明する第 1 正準変量 (CAN1) では，翅に関する 2 形質 (FWL, HWL) の係数が大きな負の値を示しているため，これらの形質が集団間の形態的差異に最も強く寄与していることがわかる．また，中脚腿節長 (MFL) が比較的大きな正の値を示している．他の形質は，係数の絶対値が小さいことから，集団間の形態的差異に対する寄与度が相対的に低いことがわかる．この結果は，翅形質の値が増加すると第 1 正準変量スコアは減少し，一方で中脚腿節長の値が増加す

るとスコアも増加することを示している．すなわち，第1正準変量スコアが小さい個体ほど，相対的に長い翅を持つことになる．係数の符号は逆であるが，翅形質と脚形質の相対的なばらつきを示すという点で，第1正準変量は前出の第2主成分（形状因子）と類似した意味合いを持っている．第2正準変量（CAN2）では，前脚腿節長（FFL）の係数が負の，前脚脛節長（FTL）が正の大きな値を示しているものの，他のいくつかの形質も類似した大きさの値を示しているため，その意味合いの解釈は困難である．Table 4には第1正準変量スコアの集団平均値が同時に示されている．

変異パターンの記述と集団のグルーピング

第1正準変量と第2正準変量による座標づけの結果をFig. 4に示す．同じ地域集団に属する個体は多角形で囲まれている．多くの集団は第1正準変量（CAN1）に関して互いに異なっているが，宇奈月の集団は第2変量（CAN2）についても他集団と異なっている．Fig. 5にはクラスター分析の結果が示されている．全集団は大きく2つのクラスターに分かれている．これら2つの結果には共通した傾向が見られる．礼文島集団は地理的に近接している北海道の集団よりも，本州の田沢湖集団に表型的に類似している．逆に，志賀高原集団は本州の他集団よりも北海道の集団に類似している．北海道の3集団（網走・音威子府・夕張）は互いに類似しているのに対し，本州の3集団（田沢湖・志賀高原・宇奈月）の間には形態の重なりが全くあるいはほとんどみられない．これらの結果から，本種の地理的変異のパターンはクライン（地理的傾斜）のような一貫したパターンは示しておらず，地域集団間における表型的類似度は地理的距離との明確な対応がみられないことが示唆された．

形態変異と環境要因の関連

重回帰分析の結果をTable 5に示す．R^2（決定係数）は重回帰式のあてはまりの程度を示す尺度である．体サイズを表わす第1主成分スコア（PC1）に関しては重回帰式が5%水準で統計的に有意でなく，サイズと環境との関連は否定された．一方，形状（翅と脚の相対値）を示す第2主成分スコア（PC2）では高度に有意であり（有意確率$P<0.0001$），形状に環境との関連があることが示唆された．さらに，個々の環境変数に着目すると，経度に対する偏回帰係数が統計的に有意である（$P<0.0001$）．偏回帰係数は正の値を示していることから，経度が大きくなるほど，すなわち東へ行くほど翅が相対
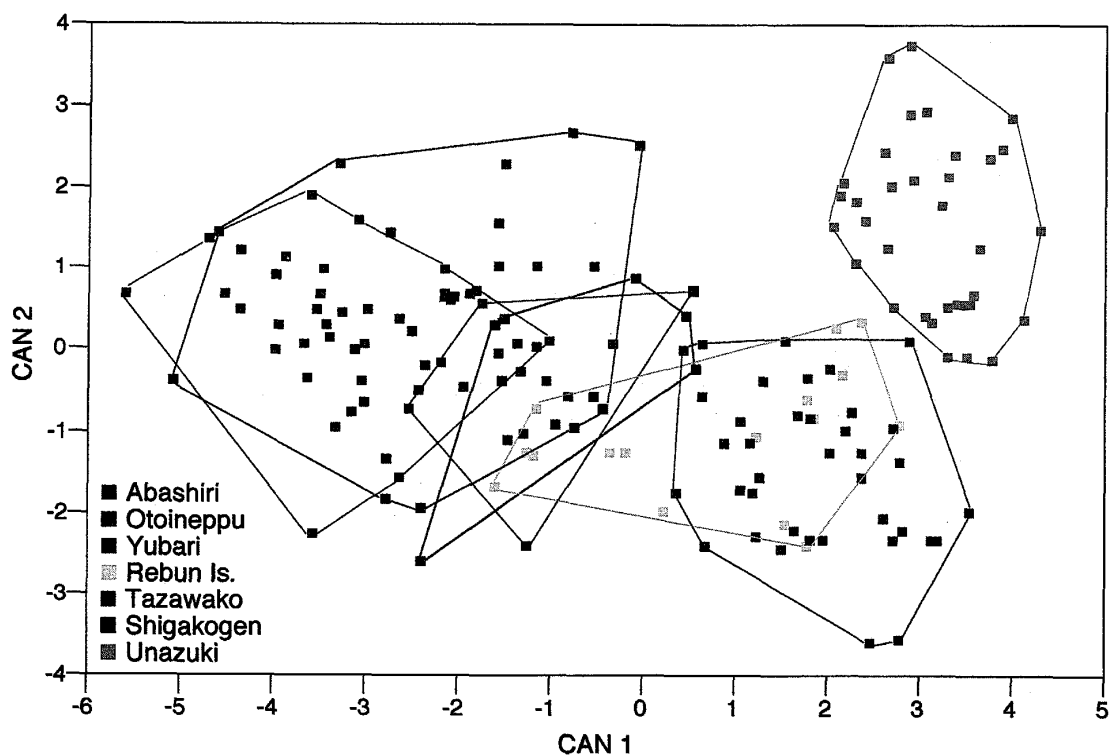
Fig. 4. Two-dimensional projection of 7-population samples onto first two canonical axes.
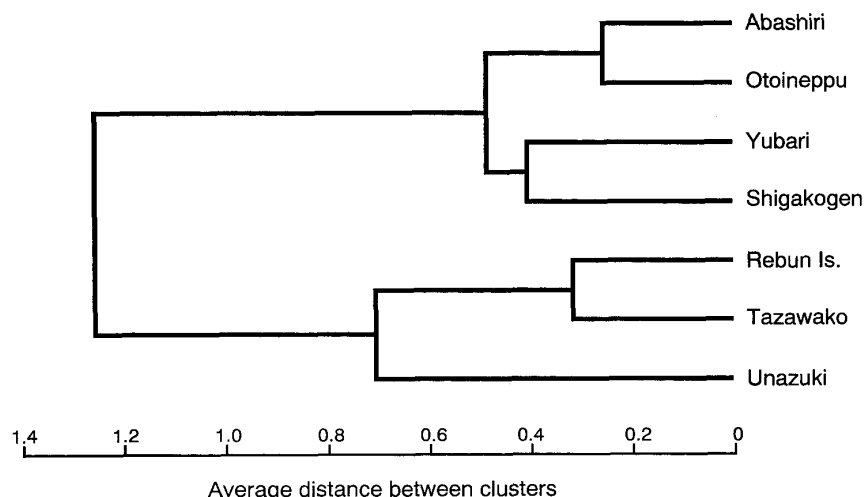
Fig. 5. UPGMA phenogram of 7 populations based on Mahalanobis' generalized distance matrix.

Table 5. Multiple regression analyses of the PC1 and PC2 scores on latitude, longitude and altitude. Coefficients of multiple determination (R^2) for the two regression models and partial regression coefficients for the three environmental variables are shown.

Criterion variable	R^2	Partial regression coefficients		
		Latitude	Longitude	Altitude
PC1 score	0.026	−0.002171	0.188925	0.000009
PC2 score	0.608*	0.030330	0.202662*	0.000045

*: $P<0.0001$

的に長く（脚が相対的に短く）なる傾向があることが示唆された．

考　察

以上の分析を通じて，地理的変異が一見して不明瞭な本種においても，実際には豊富な地理的変異が存在することが明らかになった．各集団は体サイズを表わす第1主成分スコアだけでなく，遺伝的な成分をより多く含むことが期待される第2主成分スコア（翅と脚の相対値）においても有意に異なっていた．これは集団間に遺伝的な分化が生じている可能性を支持するものである．集団間のばらつきを最もよく説明する第1正準変量には翅形質および脚形質の一部が大きく寄与しており，交尾器形質を含む他の形質はあまり寄与していなかった．この結果は，本種の形態形質における地理的変異の多くの部分は，生存上重要な機能を持つと思われる翅形質と脚形質に現われており，繁殖にかかわる交尾器形質や機能が明らかでないその他の形質は集団間の差異が小さいことを示している．このため第1正準変量は脚と翅の相対的なばらつきを示す変量と解釈され，その意味合いが第2主成分に類似したものとなった．ここで，第1正準変量スコアと第2主成分スコアの相関係数を求めたところ，両者の間には非常に強い相関がみられた（$r=-0.913$）．このことから，本種の地域集団間にみられる形態的差異は多くの遺伝的分化を伴っていることが考えられる．

さて，本種における地理的変異，とりわけ翅と脚の相対値にみられる変異はいかなる進化的要因によって生じたのだろうか．正準変量による座標づけとクラスター分析の結果からはクライン状の変異パターンはみられておらず，各地域集団の形態は地理的距離とは無関係に変化しているように思われた．このようなパターンを示す地理的変異の要因としては，1）偶然の影響，すなわち遺伝的浮動

(random genetic drift) によって異なる遺伝的変異が各集団に蓄積され，地理的距離と対応しない変異パターンが生じた，あるいは，2) 地理的変異は地域間で異なる方向に働く自然選択によってもたらされているが，自然選択圧としての環境要因の類似度が地理的距離に相関していないため，すなわち地理的に近接している地域間でも環境が大きく異なることがしばしばあり，またその逆もあるという理由からこのような変異パターンがみられた，という2つの場合が考えられる．冷涼な気候を持つ志賀高原における地域集団が北海道の集団に表型的に類似していたことは，2) の可能性を支持するものである．礼文島集団と田沢湖集団の類似は，共通した環境要因を想定することが難しく，この可能性を支持しない．

一方で，重回帰分析により，翅と脚の相対値を示す第2主成分スコアに経度との関連がみられている．この結果を考慮すると，座標づけやクラスター分析の結果は東西に沿った変異パターンを反映しているように思われた．その傾向は志賀高原集団を除外するとより明瞭になる．座標づけの平面上では，東から西への遷移が第1正準変量 (CAN1) に沿って認められる (Fig. 4；Table 4 のスコア平均値も参照)．第1正準変量はその意味合いが第2主成分に類似していることから，このような傾向がみられることは予想されることである．クラスター分析による樹状図 (Fig. 5) では，各地域集団は大きく東西のクラスターに分かれることになる．志賀高原はその標高 (1,600 m) において他地域 (800 m 以下) と大きく異なっていることから，この環境上の差異が志賀高原集団の形態を特異なものにしていることが考えられる．礼文島集団と田沢湖集団の表型的類似は，経度の類似という理由から説明できるように思われた．よって，地域集団間の表型的差異は，低標高の地域では経度と相関し，高標高の地域では経度と相関しない何らかの環境要因の差異に起因している可能性がある．すなわち，本種の地理的変異パターンは，遺伝的浮動ではなく，地域ごとに異なる方向に働く自然選択によってもたらされた可能性が高いと思われる．

しかし，日本のように南北に細長い島国では，経度とともに変化する環境要因を想定することが困難である．本研究では解析に用いた地域数が少ないため，地域集団の抽出パターンによって，形態変異と経度に見かけ上の関連性が生じている可能性も否定できないだろう．さて，第2主成分スコアに経度との有意な関連がみられているものの，実際にこれらの2変数間にどの程度の直線的な関係があるのかはこの結果からは明らかでない．そこで，各個体の第2主成分スコア (PC2) と経度の散布図を作成した (Fig. 6)．図中の直線は第2主成分スコアの経度に対する単回帰直線である．また，各地域の標高を同時に示した．この図を見ると，やはり全体的には東の地域集団ほど第2主成分スコアが大きくなる傾向があるように見える．しかし，互いに海峡で隔てられている北海道・礼文島・本州の3つの集団グループに分けて考えると，その傾向は不明瞭になるように思われた (以下，Table 2 の第2主成分スコア平均値も参照)．北海道の3集団 (網走・音威子府・夕張) は他の集団よりも平均的に大きなスコアを持つが，北海道の集団どうしではその値は互いに類似しているため経度との関連は明らかでない．本州の3集団 (田沢湖・志賀高原・宇奈月) では経度との直線的な関係はみられず，標高が高い地域の集団ほど平均的に大きいスコアを持っている．したがって経度との関連は見かけ上のものであり，実際には寒冷な地域の集団ほど第2主成分スコアが大きくなる傾向 (相対的に翅が長くなる傾向) が存在するのかもしれない．もしこのような傾向が存在するのであれば，より多くの地域集団を用いて同様に重回帰分析を行った場合，経度に対する偏回帰係数は有意にならず，緯度と標高に対する係数の両方あるいはそのどちらかが有意になることが予想される．今後，志賀高原以外の高標高の地域や礼文島以外の島嶼も含めた，より広範な地域からのサンプリングに基づく調査が求められる．さらに，自然選択圧としての環境要因を推定するためには，気温・湿度などのより具体的な環境変数と形態変異との関連を調べる必要がある．

北海道の地域集団が互いに表型的に類似していることは，環境要因だけでなく別の要因が関連している可能性もある．冒頭でも述べたとおり，本種の幼虫は北海道では釣り餌として販売されているため，人為的な分布域の撹乱が行われていることは十分ありうるだろう．その結果として集団間の遺伝的差異が均質化され，表型的類似がもたらされていることも考えられる．人為的な影響については形態測定データからは何も明らかにすることはできない．しかし，タンパク質や核酸などの分子遺伝学的データの比較を行えば，その影響の有無を検証することができるだろう．

最後に，日本における従来の地理的変異の研究は，少数個の形質のみに基づいて行われたり，あるいは個々の形質を別個に解析しているものが多かったように思われる．そのような分析は，亜種の設定のような集団の類別には役立つものの，進化生物学的に興味深い地理的変異のパターンを明らかにす
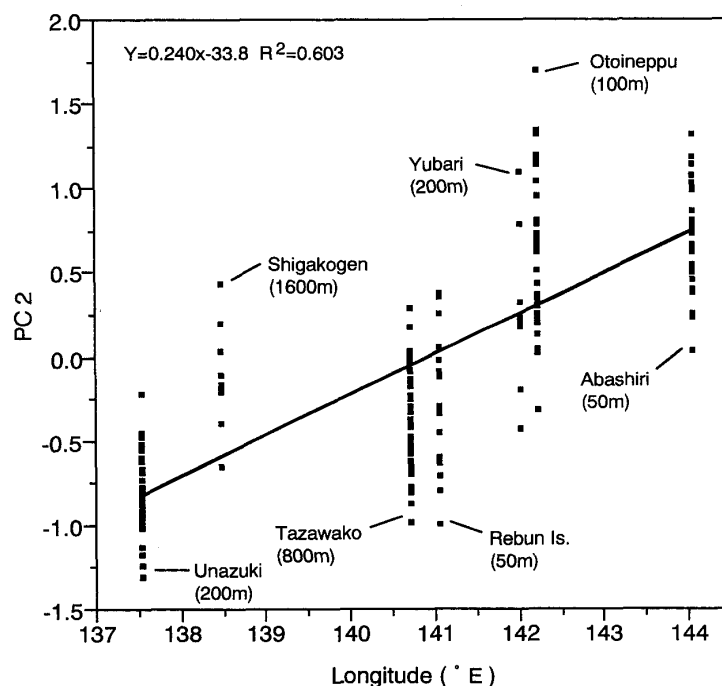
Fig. 6. Scatterplot by principal component 2 score (PC2) and longitude. A single regression line of PC2 on longitude is shown.

るには不十分であろう．個々の形態形質は独立に変化することはなく，個体発生のプロセスにおいて互いに関連を持ちながら成長する．地理的変異はこのように関連を持った形質群が種々の進化的要因に反応することによって生じる，多次元的なプロセスの産物であると考えられる．このため，形態の変異を進化学的に論じるためには常に形質間の相関（または共分散）構造が考慮されるべきであり，環境変数も多くのものを同時に扱う必要がある．多変量解析法は複数の変数間あるいは複数のグループ間の構造を見いだすための方法であるため，少数の形質に基づく分析ではとらえきれない変異パターンを調査することが可能である．最近は日本においても，直翅目昆虫を材料に，多変量解析法を用いた地理的変異の研究がさかんに行われている（秋元ら，1993；立田・秋元，1994；Tatsuta *et al*., 1994）．鱗翅類では泉ら（1984）による先駆的な研究例があり，多変量解析法の有用性が示されているにもかかわらず，その後の適用例はみられない．今後，鱗翅類の地理的変異の研究においてもこのような分析法が広く普及することが期待される．

謝　辞

原稿を読み問題点を指摘していただいた北海道大学昆虫体系学講座の秋元信一助教授，大原昌宏助手，坂巻祥孝氏および東京大学生物測定学研究室の立田晴記氏，数多くの有益な助言をいただいた東京高等学校の吉本浩氏および校閲者の方に感謝いたします．本研究を行うに先立ち，秋田県の佐々木明夫氏および長野県の宮田渡氏からはウスジロキノメイガの分布に関する情報をご提供いただきました．この場を借りて厚くお礼申し上げます．

文　献

秋元信一・櫻井洋一・立田晴記，1993．短翅性サッポロフキバッタ *Podisma sapporensis* の形状およびアロメトリー関係にみられる地理的変異．*Jap. J. Ent.* **61**：625–640.

Gould, S. J. and R. F. Johnston, 1972. Geographic variation. *A. Rev. Ecol. Syst.* **3**: 457–498.

井上　寛，1982．メイガ科．井上　寛他，日本産蛾類大図鑑 **1**：307–404．講談社，東京．

泉　健司・加納一三・佐々木健二，1984．カラスアゲハの翅型の地理的変異―主成分分析による検討―．蝶と蛾 **34**：155–162.

Jolicoeur, P. and J. E. Mosimann, 1960. Size and shape variation in the painted turtle. A principal component analysis. *Growth* **24**: 339–354.
宮井俊一, 1989. 地理的変異の解析. 日本動物学会 (編), 進化学—新しい総合—: 367–402. 学会出版センター, 東京.
Mutuura, A. and E. Munroe, 1970. Taxonomy and distribution of the European Corn Borer and allied species: Genus *Ostrinia* (Lepidoptera: Pyralidae). *Mem. ent. Soc. Can.* **71**: 1–112.
奥野忠一・久米 均・芳賀敏郎・吉澤 正, 1971. 多変量解析法. 430 pp. 日科技連, 東京.
SAS Institute, 1988. *SAS/STAT User's Guide* (6.03 Edn). SAS Institute Inc., Cary, North Carolina.
—— 1995. *JMP Statistics and Graphics Guide* (Ver. 3.1). 593 pp. SAS Institute Inc., Cary, North Carolina.
Shapiro, S. S. and M. B. Wilk, 1965. An analysis of variance test for normality (complete samples). *Biometrica* **52**: 591–611.
Sneath, P. H. A. and R. R. Sokal, 1973. *Numerical Taxonomy*. 573 pp. W. H. Freeman and Company, San Francisco.
Sokal, R. R. and F. J. Rohlf, 1995. *Biometry* (3rd Edn). 887 pp. W. H. Freeman and Company, New York.
立田晴記・秋元信一, 1994. サッポロフキバッタ *Podisma sapporensis* の形態変異に関する分析. *Jap. J. Ent.* **62**: 225–234.
Tatsuta, H., Yasuda, N. and S. Akimoto, 1994. Geographic variation in morphological characters of the alpine apterous grasshopper, *Zubovskia koeppeni parvula* (Orthoptera, Podisminae). *Jap. J. Ent.* **62**: 507–512.

Summary

Geographic variation in morphometric characters of male adults of the Far Eastern Knotweed Borer, *Ostrinia latipennis* was examined using some multivariate statistical analyses. Totals of 169 individuals from 7 localities in Japan were analyzed. Body size and shape represented by principal component scores varied significantly among populations. Discriminant analysis showed that 96.6–100% of population members were correctly classified into the original populations, and canonical variates indicated that wing length contributed most to variation among populations. Ordination and cluster analysis showed that pattern of geographic variation was not clinal, and that the phenetic similarities between populations did not correspond to the geographical distances. Multiple regression analysis suggested that wings became relatively longer eastward. These results suggest that genetic differentiation has occurred among populations, and that geographic variation in this species may result from natural selection acting in different directions among localities.

(Accepted May 16, 1998)

Published by the Lepidopterological Society of Japan,
5-20, Motoyokoyama 2, Hachioji, Tokyo, 192-0063 Japan